Spixiana	1	1	3—15	München, 1. August 1977	ISSN 0341-8391

Über den funktionalen Zusammenhang zwischen Populationsdichte, Ausbreitungsvermögen und Fangmenge bei Bodenfallen

Von Hubert Fechter

Zoologische Staatssammlung München

Abstract

On the functional relation between population density, spreading activity and catch in pitfall traps.

Starting with a partial differential equation which describes the two-dimensional, time-dependent density distribution of objects performing a random walk, the quantitative relation between population density, spreading activity, trap aperture and catch per time unit, is derived under the assumption of symmetrical isotropic and anisotropic conditions and the boundary condition of constant population density at the trap's margin.

The diffusion coefficient is introduced as a measure of the spreading activity and possibilities to determine it are considered.

In order to keep the mutual influence and the reduction of the population density within certain limits when several traps are used, a formula is given which can be used to evaluate the reasonable distance of traps in a grid arrangement.

The knowledge of the quantitative relation between the parameters is applicable to the determination of population density, of the spreading activity, the estimation of the capture chances of animals waiting for prey to approach and of the rate of immigration and transmigration in circular areas, as well as to some aspectes of island colonization. To simplify the exploitation of the functional relation between the variables a table of associated values is provided.

Einleitung

Populationsdichte und Ausbreitungsvermögen sind Größen, deren Kenntnis bei vielen ökologischen Untersuchungen, insbesondere bei der Analyse populationsdynamischer Vorgänge, von entscheidender Bedeutung ist. Zu ihrer Feststellung sind viele Methoden erdacht worden, die alle auf Fangtechniken basieren, deren technische Einzelheiten wesentlich von der Lebensweise der zu untersuchenden Tiere bestimmt werden. Zum Fang von auf dem Boden umherlaufenden, flugunfähigen Tieren, wie zahlreichen Käfern, Tausendfüßlern, Spinnen und Asseln werden fast ausschließlich Bodenfallen — nach Barber (1931), der sie erstmals systematisch einsetzte, auch Barber-Fallen genannt — verwendet. Es sind dies fallgrubenartig in den Boden eingesenkte, in der Regel zylindrische Gefäße mit oder ohne Köder be-

ziehungsweise Konservierungsflüssigkeit. Tiere, die beim Umherlaufen über den Rand der Bodenfalle geraten stürzen hinein und können bei richtig konstruierter Falle nicht mehr entkommen.

Die Zahl der gefangenen Tiere hängt von mehreren Faktoren ab: 1. den Ausmaßen der Falle, 2. der Populationsdichte, 3. dem Ausbreitungsvermögen und der Aktivität der Tiere sowie 4. dem Wirkungsgrad der Falle. Ihr Einfluß auf das Fangergebnis und die daraus möglichen Rückschlüsse wurden bereits häufig untersucht und diskutiert (TRETZEL 1955, HEYDEMANN 1953, 1958, 1962; MITCHELL 1963, GREENSLADE 1964, HINDS & RICKARD 1973, LUFF 1973, 1975 u. a.), jedoch erfolgte bisher keine exakte Analyse der theoretischen Beziehungen zwischen den oben genannten Parametern. Vielen erscheinen diese Zusammenhänge als logisch zwingend gegeben, andere dagegen (HEYDEMANN 1958, BRIGGS 1961) bestreiten sie.

Ziel dieser Arbeit ist es die Abhängigkeit der Zahl der Fallenfänge pro Zeiteinheit von der Populationsdichte, dem Ausbreitungsvermögen und der Öffnungsweite köderloser Fallen in ihrem quantitativen Zusammenhang zu untersuchen und ihre möglichen praktischen Nutzanwendungen zu diskutieren.

Theoretische Zusammenhänge

Die zeitliche Abhängigkeit der Konzentrationsverteilung von Objekten, die eine Zufallsbewegung (random walk) ausführen, läßt sich, wie CHANDRASEKHAR (1943) gezeigt hat, durch eine partielle Differentialgleichung beschreiben, die, für die Ebene und radialsymmetrische Bedingungen im Zylinderkoordinaten ausgedrückt, folgendermaßen lautet

$$\frac{\partial C}{\partial t} = D \left(\frac{\partial^2 C}{\partial r^2} + \frac{1}{r} \frac{\partial C}{\partial r} \right) \qquad (1)$$

wobei C die Konzentration, d. h. im vorliegenden Falle die Flächendichte der Individuen, r den radialen Abstand vom Koordinatenursprung — hier zweckmäßigerweise die Entfernung von der Achse des Fallenhohlraumes im Niveau der Bodenoberfläche —, t die Zeit und D ein Maß für das Ausbreitungsvermögen bedeuten.

Die Lösung von (1) wird wesentlich von den herrschenden Randbedingungen bestimmt. Die gewählten Randbedingungen stellen einen annehmbaren Kompromiß zwischen den biologischen Gegebenheiten und der zur mathematischen Formulierung und Behandlung notwendigen Abstraktion und Idealisierung dar. Die Populationsdichte wird als hinreichend groß vorausgesetzt, derart, daß durch den Entzug der gefangenen Tiere der Dichtewert während der Fangperiode in der unmittelbaren Umgebung des Fallenrandes nicht wesentlich verändert wird, die Populationsdichte am Fallenrand also im Mittel als konstant betrachtet werden kann. Die Population soll ferner eine endliche Ausdehnung besitzen, d. h. ihre Dichte in unendlicher Entfernung von der Falle gleich null sein. Der Fallenrand bei $r = a$ wird im Sinne des random walk als absorbierende Barriere betrachtet. Zusammengefaßt lauten die Randbedingungen also:

1. Bei $t \geqq O$ und $r = a$ ist $C = C_0 = \text{const.}$
2. Bei $t \geqq O$ und $r = \infty$ ist $C = O$.

Die Lösung der partiellen Differentialgleichung (1) erfolgt zweckmäßigerweise analog zu der formal gleichen Differentialgleichung der Wärmeleitung (TAUTZ 1971) mit Hilfe der LAPLACE-Transformation

$$L\left[F(t)\right] = \int_0^\infty F(t)e^{-pt}\,dt = f(p)$$

und ihrer Umkehrung. Durch die Transformation von (1) ergibt sich

$$u = \frac{D}{p}\left(\frac{d^2u}{dr^2} + \frac{1}{r}\,\frac{du}{dr}\right) \tag{2}$$

eine gewöhnliche Differentialgleichung. Die transformierte Randbedingung $C = C_0$ lautet $u = C_0/p$.

Ein Lösungsansatz, der die Bedingungen erfüllt, ist

$$u = A\ i\ H_0^{(1)}\left[ir\left(\frac{p}{D}\right)^{1/2}\right] \tag{3}$$

wobei $H_0^{(1)}$ eine modifizierte BESSEL-Funktion, die sogenannte HANKEL'sche Funktion O. Ordnung darstellt, die als einzige mit unendlich werdendem Argument gegen null geht.

Die Integrationskonstante A ergibt sich aus der transformierten Randbedingung $u = C_0/p$ bei $r = a$, dem Radius des Fanggefäßes, zu

$$A = \frac{C_0}{p}\,\frac{1}{i\,H_0^{(1)}\left[ia\left(\frac{p}{D}\right)^{1/2}\right]}$$

und die vollständige Lösung von (2) lautet:

$$u = \frac{C_0}{p}\,\frac{H_0^{(1)}\left[ir\left(\frac{p}{D}\right)^{1/2}\right]}{H_0^{(1)}\left[ia\left(\frac{p}{D}\right)^{1/2}\right]} \tag{4}$$

Da die Lösungsfunktion (4) bei $p = O$ einen Verzweigungspunkt besitzt, muß die Rücktransformation mit Hilfe des Residuensatzes über einen geschlossenen Weg erfolgen, der die Singularitäten umgeht und ausschließt. Der Integrationsweg verläuft dabei entlang einer Parallelen im Abstand α zur imaginären Achse so, daß die singuläre Stelle des Integranden links von ihr liegt, geht über den oberen Vier-

telkreis der linken Halbebene zum oberen Ufer eines entlang der negativen p-Achse gelegten Verzweigungsschnittes, läuft an diesem entlang zum Nullpunkt, der in einem kleinen Kreis umgangen wird und führt über das untere Schnittufer und den unteren Viertelkreis zur Geraden mit dem Abszissenwert α zurück. Die Integrale über die Viertelkreise verschwinden, wenn deren Radius gegen Unendlich geht. Da die Summe der Integrale über die Berandung gleich null sein muß, kann das $\int_{\alpha-i\infty}^{\alpha+i\infty}$ durch die Summe der Integrale über die Wege entlang des positiven und negativen Schnittufers und des Kreises um den Ursprung ersetzt werden.

$$L^{-1}\left[f(p)\right] = \frac{1}{2\pi i}\int_{\alpha-i\infty}^{\alpha+i\infty} f(p)\, e^{pt} dp = \frac{1}{2\pi i}\int_{0}^{-\infty} f(p)\, e^{pt} dp + \frac{1}{2\pi i}\oint f(p)\, e^{pt} dp + \frac{1}{2\pi i}\int_{-\infty}^{0} f(p)\, e^{pt}\, dp \qquad (5)$$

Das Umlaufintegral $\oint$ um den Nullpunkt ergibt den Wert 1, wenn der Radius des Umlaufkreises gegen O geht, da sowohl der Quotient aus den Zylinderfunktionen als auch die Exponentialfunktion diesen Grenzwert annehmen und auch

$$\frac{1}{2\pi i}\int_{-\pi}^{+\pi} i\, d\varphi = 1 \text{ ist.}$$

Setzt man $p/D^{1/2} = q$, und da der Verzweigungsschnitt entlang der negativen p-Achse verläuft $p = -Dq^2$, und berücksichtigt, daß am oberen Schnittufer das positive, am unteren das negative Vorzeichen gilt, sowie $dp/p = 2dq/q$ ist, so ergibt (5) auf (4) angewandt

$$C = C_0\left[\frac{1}{2\pi i}\int_{0}^{\infty}\frac{H_0^{(1)}(-qr)}{H_0^{(1)}(-qa)}\, e^{-Dq^2t}\,\frac{2dq}{q} + 1 + \frac{1}{2\pi i}\int_{\infty}^{0}\frac{H_0^{(1)}(+qr)}{H_0^{(1)}(+qa)}\, e^{-Dq^2t}\,\frac{2dq}{q}\right] \qquad (6)$$

Zwischen den HANKELschen Funktionen und den BESSEL- $[J_0(qr)]$ - beziehungsweise NEUMANN- $[N_0(qr)]$ -Funktionen gelten folgende Beziehungen:

$$H_0^{(1)}(|qr|) = J_0(qr) + iN_0(qr) = J_0(-qr) + iN_0(-qr) = -\left[J_0(qr) - iN_0(qr)\right]$$

Führt man diese in (6) ein, so erhält man schließlich

$$C = C_0 \left[1 - \frac{2}{\pi} \int_0^\infty \frac{J_0(qa)\,N_0(qr) - J_0(qr)\,N_0(qa)}{J^2_0(qa) + N^2_0(qa)} e^{-Dq^2t} \frac{dq}{q} \right] \quad (7)$$

die Funktion, aus der sich die Fangmenge berechnen läßt.

Die Anzahl der sich zufällig bewegenden Tiere, die in der Zeit t bei $r = a$ den Fallenrand von der Länge $s = 2\pi a$ überschreiten beträgt

$$M = -sDt\,(\text{grad } c) = -2\pi\, aDt \left[\frac{dC}{dr} \right]_{r=a} \quad (8)$$

Die Differentiation von (7) nach r unter Berücksichtigung der Beziehungen

$$\frac{d}{dr} J_0(qr) = -J_1(qr) \text{ bzw. } \frac{d}{dr} N_0(qr) = -N_1(qr) \text{ und}$$

$$J_1(qa)\,N_0(qa) - J_0(qa)\,N_1(qa) = \frac{2}{\pi qa}$$

sowie die Multiplikation entsprechend (8) ergibt.

$$M = \frac{8C_0Dt}{\pi} \int_0^\infty \frac{1}{J_0^2(qa) + N_0^2(qa)} e^{-Dq^2t} \frac{dq}{q} \quad (9)$$

Das in (9) auftretende Integral kann numerisch ausgewertet werden. Für große Funktionswerte, wie sie im biologischen Bereich vorkommen, hat JAEGER (1942) eine Formel zur näherungsweisen Berechnung des Integrals angegeben, die, in (9) eingesetzt, zu folgendem Endergebnis führt:

$$M = 4\pi DtC_0 \left\{ \frac{1}{[\ln(4Dt/a^2) - 1{,}15444]} - \frac{0{,}57722}{[\ln(4Dt/a^2) - 1{,}15444]^2} - \frac{1{,}31175}{[\ln(4Dt/a^2) - 1{,}15444]^3} + \frac{1}{[\ln(4Dt/a^2) - 1{,}15444]^4} \right\} \quad (10)$$

Der Ausdruck in den geschweiften Klammern ist für Werte von Dt/a^2 zwischen 10^2 und 10^5 in Tafel I tabelliert.

Wie aus (10) hervorgeht, besteht zwischen der Fangmenge M, gemessen in Individuen, dem Öffnungsradius a der Falle in Metern, der Populationsdichte C_0 [In-

dividuen/m²] und dem Ausbreitungsvermögen D [m²/Tag] eine strenge Abhängigkeit. Von all diesen Größen bedarf das Ausbreitungsvermögen einer näheren Erläuterung.

Tafel 1: Tabelle der Werte des Ausdrucks in $\{\;\}$ der Gleichung (10) für Dt/a^2 zwischen 10^2 und 10^5.*)

	00	10	20	30	40	50	60	70	80	90
1	0,1723	0,1698	0,1675	0,1655	0,1637	0,1620	0,1604	0,1590	0,1577	0,1564
2	0,1553	0,1542	0,1532	0,1522	0,1513	0,1504	0,1496	0,1488	0,1480	0,1473
3	0,1466	0,1460	0,1453	0,1447	0,1441	0,1436	0,1430	0,1425	0,1420	0,1415
4	0,1410	0,1405	0,1401	0,1397	0,1392	0,1388	0,1384	0,1380	0,1377	0,1373
5	0,1369	0,1366	0,1362	0,1359	0,1356	0,1352	0,1349	0,1346	0,1343	0,1340
6	0,1337	0,1335	0,1332	0,1329	0,1326	0,1324	0,1321	0,1319	0,1316	0,1314
7	0,1312	0,1309	0,1307	0,1305	0,1302	0,1300	0,1298	0,1296	0,1294	0,1292
8	0,1290	0,1288	0,1286	0,1284	0,1282	0,1280	0,1279	0,1277	0,1275	0,1273
9	0,1271	0,1270	0,1268	0,1266	0,1265	0,1263	0,1261	0,1260	0,1258	0,1257

	000	100	200	300	400	500	600	700	800	900
1	0,1255	0,1241	0,1228	0,1217	0,1206	0,1197	0,1188	0,1180	0,1172	0,1165
2	0,1158	0,1152	0,1146	0,1140	0,1135	0,1130	0,1125	0,1120	0,1116	0,1112
3	0,1108	0,1104	0,1100	0,1096	0,1093	0,1089	0,1086	0,1083	0,1080	0,1077
4	0,1074	0,1072	0,1069	0,1066	0,1064	0,1061	0,1059	0,1056	0,1054	0,1052
5	0,1050	0,1048	0,1046	0,1044	0,1042	0,1040	0,1038	0,1036	0,1034	0,1032
6	0,1031	0,1029	0,1027	0,1025	0,1024	0,1022	0,1021	0,1019	0,1018	0,1016
7	0,1015	0,1013	0,1012	0,1011	0,1009	0,1008	0,1007	0,1005	0,1004	0,1003
8	0,1001	0,1000	0,0999	0,0998	0,0997	0,0996	0,0994	0,0993	0,0992	0,0991
9	0,0990	0,0989	0,0988	0,0987	0,0986	0,0985	0,0984	0,0983	0,0982	0,0981

	0000	1000	2000	3000	4000	5000	6000	7000	8000	9000
1	0,09800	0,09711	0,09632	0,09559	0,09493	0,09433	0,09377	0,09325	0,09276	0,09231
2	0,09188	0,09148	0,09110	0,09074	0,09039	0,09007	0,08976	0,08946	0,08917	0,08890
3	0,08864	0,08838	0,08814	0,08791	0,08768	0,08746	0,08725	0,08704	0,08685	0,08665
4	0,08647	0,08629	0,08611	0,08594	0,08577	0,08561	0,08545	0,08530	0,08514	0,08500
5	0,08485	0,08471	0,08458	0,08444	0,08431	0,08418	0,08406	0,08393	0,08381	0,08370
6	0,08358	0,08347	0,08335	0,08325	0,08314	0,08303	0,08293	0,08283	0,08273	0,08263
7	0,08253	0,08244	0,08234	0,08225	0,08216	0,08207	0,08198	0,08190	0,08181	0,08173
8	0,08164	0,08156	0,08148	0,08140	0,08133	0,08125	0,08117	0,08110	0,08102	0,08095
9	0,08088	0,08081	0,08074	0,08067	0,08060	0,08053	0,08046	0,08040	0,08033	0,08027
10	0,08020									

*) Beispiel: Für $Dt/a^2 = 3400$ ist $\{\;\} = 0{,}1093$

Für ein Tier, das sich kaum fortbewegt, ist die Wahrscheinlichkeit auf die Falle zu stoßen ziemlich gering, für ein sehr vagiles Tier dagegen ist die Gefahr in die Falle zu laufen erheblich größer. Dabei kommt es nicht darauf an, welche Entfernung das Tier zurücklegt, sondern wie groß das Gebiet ist, in dem es sich während einer bestimmten Zeit theoretisch bewegen kann. Gesucht ist daher ein Maß für die potentielle, flächenbeherrschende Fortbewegungsaktivität, mit einem Wort für das Ausbreitungsvermögen des Tieres. Aus der Theorie des Random Walk und der Brownschen Bewegung ergibt sich, ganz unabhängig von der Natur der sich bewegenden Objekte, als Maß hierfür der Diffusionskoeffizient, der häufig auch Diffusionskonstante oder Diffusivität, gelegentlich auch Dispersität genannt wird.

Bei rotationssymmetrischen Bedingungen und für die Ebene betrachtet ist der Diffusionskoeffizent D eines Individuums dem mittleren Verschiebungsquadrat L^2 während eines definierten Zeitabschnittes (t) proportional, wobei sich aus statistischen Überlegungen ein Proportionalitätsfaktor von $1/4$ ergibt (PIELOU 1969).

$$D_t = 1/4\, L^2 \tag{11}$$

L^2 selbst ist das Mittel aus der Summe der Quadrate der Längen a_n der Verbindungsgeraden zwischen den jeweiligen Anfangs- und Endpunkten der Bewegung innerhalb eines gewählten, konstanten Zeitintervalls ($\tau \ll t$); bei n gemessenen Strekken ist demnach

$$L^2 = \frac{1}{n} \sum_{1}^{n} a_n^2 \tag{12}$$

Voraussetzung dabei ist, daß das gewählte Zeitintervall (τ) im Verhältnis zum gesamten Beobachtungszeitabschnitt ($t = n\,\tau$) sehr klein, d. h. n sehr groß ist und bei den von dem Objekt ausgeführten Zick-Zack-Bewegungen alle Richtungen gleich häufig eingeschlagen werden. Unter diesen Bedingungen ist D isotrop — in allen Richtungen der Ebene gleich groß.

Die Belaufareale der Tiere einer Population sind jedoch nur selten kreisförmig, meist sind die Aktionsräume (SCHWERDTFEGER 1968), den Substratbedingungen entsprechend, unregelmäßig begrenzt, lassen sich aber häufig durch eine elliptische Konfiguration annähern. In diesem Falle ist D anisotrop, d. h. in Richtung der beiden Ellipsenachsen gesehen unterschiedlich groß. Die beiden Diffusionskoeffizienten D_x und D_y lassen sich dann analog zu dem oben geschilderten Verfahren aus den Quadraten der Projektionen der a_n auf die X- beziehungsweise Y-Achse ermitteln, wobei man es mit zwei eindimensionalen Random Walks auf den Achsen mit unterschiedlichen mittleren Verschiebungslängen zu tun hat, für die dann in der Beziehung gemäß (11) zwischen D_x und L_x^2 respektive D_y und L_y^2 ein Proportionalitätsfaktor von $1/2$ gilt.

Die Differentialgleichung (1) für den anisotropen Fall lautet dann

$$\frac{\partial C}{\partial t} = D_x \frac{\partial^2 C}{\partial x^2} + D_y \frac{\partial^2 C}{\partial y^2} \tag{13}$$

Durch Transformation auf die neuen Variablen $\xi = x \sqrt{D/D_x}$ und $\vartheta = y \sqrt{D/D_y}$ läßt sich (13) jedoch leicht in den isotropen Fall

$$\frac{\partial C}{\partial t} = D \left(\frac{\partial^2 C}{\partial \xi^2} + \frac{\partial^2 C}{\partial \upsilon^2} \right)$$

überführen, so daß sich am Endergebnis (10) prinzipiell nichts ändert, außer daß der Diffusionskoeffizient durch $D = \sqrt{D_x D_y}$ ersetzt werden muß.

Im Ausbreitungsprozeß läßt sich die Wahrscheinlichkeit, mit der sich das Objekt an einem ganz bestimmten Ort aufhält, mit Hilfe einer Normalverteilung, in der das Produkt aus Diffusionskoeffizient und Zeit (2Dt) als Varianz auftritt, darstellen (Pielou 1969). Dies liefert auch einen Ansatzpunkt zur experimentellen Bestimmung des Diffusionskoeffizienten in einer Population. Nach den von Skellam (1951) angestellten Berechnungen über die Ausbreitungsgeschwindigkeit von Populationen besteht zwischen dem Radius des Grenzkreises R_t, bis zu dem sich nach Ablauf der Zeit t die an einem bestimmten Ausgangspunkt freigelassene Anzahl von N Tieren ausgebreitet hat, und dem Diffusionskoeffizienten die Beziehung $R_t^2 = 4Dt\ln N$; dabei darf das am weitesten vorgedrungene Individuum nicht mitgerechnet werden. Hieraus folgt:

$$D = \frac{R_t^2}{4t \ln N} \tag{14}$$

Diese Methode wäre auch auf den anisotropen Fall anwendbar, da bei einer elliptischen Ausbreitung die Haupt- und Nebenkreis-Radien $R_{x,t}$ und $R_{y,t}$ der Ellipse zur Ermittlung von D_x beziehungsweise D_y nach (14) herangezogen werden könnten und

$$D = \frac{R_{x,t} \, R_{y,t}}{4t \ln N}$$

den in (10) einsetzbaren Diffusionskoeffizienten ergäbe.

Andere Verfahren zur Bestimmung achsenbezogener Diffusionskoeffizienten bei elliptischer Ausbreitung finden sich bei Clark (1962) und Paris (1965). Eine weitere Möglichkeit bietet das Capture-Recapture-Verfahren (Bailey 1951) mit seinen Abwandlungen (Jolly-Methode und Bailey's triple catch; vgl. Mühlenberg 1976) zur Feststellung der Populationsgröße in Arealen, die gut abgrenzbar sind und in denen sich durch die Anordnung der Fallen eine akzeptable Zuordnung von Individuenzahlen und Größe der Siedlungsfläche herstellen und dadurch die Populationsdichte feststellen läßt. Der Diffusionskoeffizient könnte dann aus (10) durch iterative Verfahren, mit Hilfe von Tabellen (siehe Tafel I) oder Nomogrammen gewonnen werden.

Anordnung der Fallen

Zur Steigerung der Ausbeute und um ein Gebiet möglichst gleichmäßig zu befangen, ist es üblich, gleichzeitig mehrere Bodenfallen, meist in gitterförmiger Anordnung, zu verwenden. Nur um Tiere zu erbeuten, sich einen Überblick über die Fau-

na zu verschaffen oder für das Capture-Recapture-Verfahren ist dies durchaus zweckmäßig. Soll jedoch mit Hilfe der Fänge einer der Parameter in (10) ermittelt werden, so ist die gegenseitige Beeinflussung der Fallen zu berücksichtigen. Wie LUFF (1975) gezeigt hat, verdecken sich die Fallen gegenseitig in bestimmten Sektoren, wodurch ihre Effektivität herabgesetzt wird. Von den in (10) auftretenden Parametern können die Populationsdichte und der Diffusionskoeffizient durch Anzahl und Anordnung der Fallen verändert werden. Die wesentliche, eingangs aufgestellte Randbedingung war die Konstanz der Populationsdichte während der Dauer der Fangperiode. Das bedeutet, die Zahl der Fallen muß so gering und die Fangperiode so kurz gehalten werden, daß durch den Entzug der gefangenen Tiere die Populationsdichte am Fallenrand im Mittel nicht wesentlich verringert wird und die benachbarten Fallen sich gegenseitig keine Konkurrenz machen. Da sich die beiden Störgrößen — Verringerung der Populationsdichte durch Entzug der gefangenen Tiere der untersuchten Art und die Konkurrenz der Fallen — nie vollständig ausschalten lassen, gilt es, sie so klein zu halten, wie die Versuchsbedingungen es erfordern.

Die Wahrscheinlichkeit, daß ein Individuum, das am Fallenrand startet, in der Zeit t über einen Grenzkreis vom Radius R_t hinaus gelangt, beträgt (vgl. PIELOU 1969)

$$p_t = \exp\left(-\frac{R_t^2}{4Dt}\right) \tag{15}$$

Sind die Fallen an den Knotenpunkten eines $R_t \times R_t$ Gitternetzes angeordnet, so daß auf den Grenzkreisen im 90°-Abstand jeweils eine Falle mit dem Öffnungsradius a liegt, so ist die Wahrscheinlichkeit dafür, daß ein den Grenzkreis überschreitendes Tier dabei auf eine der 4 Fallen stößt

$$p_f = \frac{4a}{\pi R_t} \tag{16}$$

Für das gleichzeitige Eintreten beider Ereignisse, d. h. Grenzüberschreitung und Fallenkontakt, gilt:

$$p_k = p_t p_f = \frac{4a}{\pi R_t} \exp\left(-\frac{R_t^2}{4Dt}\right) \tag{17}$$

Mit p_k haben wir ein Maß für die Unsicherheit, die aus der Konkurrenz der Fallen untereinander erwächst.

Der Einfluß des Entzugs der gefangenen Tiere läßt sich folgendermaßen abschätzen: Ist M das Mittel der während der Fangperiode pro Falle gefangenen Individuen einer Art und F die Fläche mit den Seitenlängen g und h auf der N Fallen aufgestellt sind, so ergibt sich der Dichteverlust der Population zu

$$\Delta C = C_0 - \frac{NM}{F} \tag{18}$$

Auf der Fläche F = gh lassen sich in einer $R_t \times R_t$ Gitteranordnung

$$N = \left(\frac{g}{R_t} - R_t\right)\left(\frac{h}{R_t} - R_t\right) \tag{19}$$

Fallen unterbringen; (19) in (18) führt auf

$$\Delta C = C_0 - \frac{M}{gh}\left(\frac{g}{R_t} - R_t\right)\left(\frac{h}{R_t} - R_t\right) \tag{20}$$

Es sei nun die Wahrscheinlichkeit dafür, daß eine bestimmte Anzahl von Individuen pro Flächeneinheit entzogen wird gleich $p_{\Delta C}$, d. h. $\Delta C = p_{\Delta C}\, C_0$; aus (20) folgt dann:

$$p_{\Delta C} = 1 - \frac{M}{C_0\, gh}\left(\frac{g}{R_t} - R_t\right)\left(\frac{h}{R_t} - R_t\right) \tag{21}$$

Setzt man die Wahrscheinlichkeit $P = p_{\Delta C}\, p_k$, mit der beide Störfaktoren gleichzeitig vorkommen dürfen, von vornherein fest, so läßt sich der unter den gegebenen Bedingungen einzuhaltende Fallenabstand R_t aus

$$P = \left[1 - \frac{M}{C_0 gh}\left(\frac{g}{R_t} - R_t\right)\left(\frac{h}{R_t} - R_t\right)\right] \frac{4\,a}{\pi R_t} \exp\left(- \frac{R_t^2}{4Dt}\right) \tag{22}$$

iterativ berechnen, beziehungsweise es läßt sich nachträglich ermitteln, welcher Unsicherheitsfaktor bei bestimmten Gegebenheiten vorgelegen hat.

Diskussion und Anwendungsmöglichkeiten

Die Kenntnis der genauen quantitativen Beziehungen erlaubt es, im Gegensatz zu den bisherigen Verfahren, erstmals Berechnungen der abhängigen Variablen vorzunehmen und in Kombination mit anderen Methoden die experimentelle Bestimmung populationsdynamisch wichtiger Parameter durchzuführen.

Geht man von den Gleichungen (10) beziehungsweise (22) aus, so haben wir es mit fünf, respektive acht Variablen zu tun, von denen im ersten Fall zwei, nämlich die Zeit und der Fallenöffnungsradius a, im zweiten Falle vier, das sind die Arealausmaße g, h, die Wahrscheinlichkeit P und ebenfalls die Zeit t, in gewissen Grenzen frei gewählt und dann konstant gehalten werden können. Übrig bleiben drei Variable: Fangmenge M, Populationsdichte C_0 und Diffusionskoeffizient D — bezieht man das Fallenanordnungsproblem mit dem Fallenabstand R_t ein, so kommt noch eine vierte hinzu —, von denen jeweils eine als abhängige Veränderliche betrachtet und mit Hilfe der restlichen berechnet werden kann, wenn diese bekannt sind oder in einer bestimmten Größenordnung angenommen oder vorausgesetzt werden.

Am relativ unkritischsten dürfte der Fallenabstand R_t sein, für dessen Ermittlung grobe Schätzwerte der anderen Parameter, die sich für diesen Zweck in vielen Fällen aus der Literatur ableiten lassen, als ausreichend angesehen werden könnten.

Da die Fangmenge als Versuchsergebnis stets gegeben ist, haben wir es vor allem

mit den Unbekannten D und C_0 zu tun. Ist D bekannt, so läßt sich aus dem Fangergebnis direkt die Populationsdichte errechnen und umgekehrt bei bekanntem C_0 der Diffusionskoeffizient. Methoden zur Bestimmung beider Größen wurden oben bereits erörtert.

Um zu den tatsächlich verrechenbaren Fangzahlen zu kommen, ist die Fangmenge M, wie sie sich aus (10) ergibt noch mit einem Korrekturfaktor, der dem reziproken Wert des Nutzeffektes der Falle entspricht, zu multiplizieren. In jüngster Zeit hat LUFF (1975) den Wirkungsgrad von Bodenfallen bezüglich ihrer Fang- und Rückhalteeffizienz in Abhängigkeit von den Fallenausmaßen, der Materialbeschaffenheit und der Tiergröße untersucht. Seine Versuche zeigen, daß bei Käfern nur etwa 51% bis 87% der Tiere, die mit dem Fallenrand in Kontakt kommen auch gefangen werden; hinsichtlich der Fangeffizienz scheint zwischen der Fallenöffnungsweite und der Körpergröße der Tiere ein umgekehrt proportionales Verhältnis zu bestehen. Es sollte deshalb in Vorversuchen ein zweckmäßiger Kompromiß zwischen dem Durchmesser der Falle und ihrer Fangeffizienz gefunden werden. Die Entkommensrate ist bei Glaswänden so gering, daß sie praktisch vernachlässigt werden kann.

Die Anwendungsmöglichkeiten, die die Kenntnis der quantitativen Zusammenhänge bietet, beschränken sich nicht nur auf die Fangtechnik mit Bodenfallen. Es lassen sich damit unter anderem die Fangchancen von Lauerern, beispielsweise Falltürspinnen, und die für ihre ausreichende Ernährung notwendige Populationsdichte der Beutetiere abschätzen oder die Einwanderungsrate in ein bestimmtes kreisförmiges Areal, z. B. auch Inseln, beziehungsweise die Anzahl der Durchzügler angeben.

Das Hauptanwendungsgebiet sehe ich jedoch in der Bestimmung des Diffusionskoeffizienten in Kombination mit dem Capture-Recapture-Verfahren zur Feststellung der Populationsdichte. Es gibt zwar eine Fülle von Untersuchungen über Aktivitätsphasen und Laufgeschwindigkeiten von Bodentieren, bisher aber keinerlei experimentelle Bestimmung der sehr viel aussagekräftigeren Diffusionskoeffizienten, deren Kenntnis bei der Verifizierung vieler populationsdynamischer Modelle wie Migrationstheorien (KERNER 1959), genetischen Durchmischungsvorgängen und in Zukunft sicherlich auch bei der Bewältigung der im Natur- und Umweltschutz auftretenden Probleme und den in diesem Zusammenhang notwendigen modellhaften Untersuchungen unentbehrlich ist.

Der Diffusionskoeffizient einer Art ist eine zeitlich wie räumlich nicht konstante Größe, die ebenso wie die Aktivität beträchtlichen Schwankungen unterliegen kann und für die sich nur unter ganz bestimmten Bedingungen geltende Mittelwerte werden finden lassen. Diese Schwankungen von D sind letztlich auch die Ursache für den bei Fallenfängen häufig vorgetäuschten raschen Dichtewechsel in Populationen, der HEYDEMANN (1953, 1962) zur Prägung des Begriffes der Aktivitätsdichte veranlaßte. Faktoren, von denen ein Einfluß zu erwarten ist, sind Alter, Geschlecht, Entwicklungszustand, Bodenbeschaffenheit und Vegetationsbestand, Temperatur, Luftfeuchtigkeit, kurz Witterungseinflüsse, saisonale sowie circadiane Aktivitätsrhythmen und möglicherweise eine Dichteabhängigkeit. Einige der Einflüsse könnten sich, über die Fangperiode hin gesehen, gegenseitig aufheben oder herausmitteln und es ließen sich so wochen- oder tagescharakteristische D-Werte für definierte Biotope gewinnen. Die vorliegende, quantitative Analyse könnte wesentlich zur Aufklärung des Einflußgefüges beitragen.

Zusammenfassung

Ausgehend von einer partiellen Differentialgleichung, die die zweidimensionale Dichteverteilung von Zufallsbewegungen (random walk) ausführenden Objekten in Abhängigkeit von der Zeit beschreibt, wird für Bodenfallen, unter der Annahme rotationssymmetrischer, aber auch radialsymmetrisch-anisotroper Bedingungen sowie der Randbedingung konstant bleibender Dichte am Fallenrand, der quantitative Zusammenhang zwischen Populationsdichte, Ausbreitungsvermögen, Öffnungsweite der Falle und Fangmenge pro Zeiteinheit abgeleitet.

Der Diffusionskoeffizient als Maß des Ausbreitungsvermögens wird erläutert und experimentielle Bestimmungsmöglichkeiten dafür aufgezeigt.

Um bei gleichzeitiger Verwendung mehrerer Fallen die gegenseitige Beeinflussung und Verminderung der Populationsdichte in gewünschten Grenzen halten zu können, wird ein Verfahren zur Berechnung des zweckmäßigen Fallenabstandes angegeben.

Die Kenntnis des quantitativen Zusammenhanges der Parameter bietet die Möglichkeit zur Bestimmung von Populationsdichten, vor allem aber des Ausbreitungsvermögens, gestattet das Abschätzen der Fangchancen von Lauerern sowie der Ein- und Durchwanderungsraten in kreisförmigen Arealen und der Besiedlungsvorgänge von Inseln.

Eine Tabelle mit korrespondierenden Zahlenwerten soll die Auswertung der funktionalen Beziehungen zwischen den Veränderlichen vereinfachen.

Literatur

Bailey, N. T. J. 1951: On estimating the size of mobile populations from recapture data. Biometrika **38**: 293—306

Barber, H. S. 1931: Traps for cave inhabiting insects. J. Elisha Mitchell Science Soc. **46**: 259—266

Briggs, J. B. 1961: A comparsion of pitfall trapping and soil sampling in assessing populations of two species of ground beetles (Col.: Carabidae). Rep. E. Malling Res. Stn. 1960; 108—112

Chandrasekhar, S. 1943: Stochastic problems in physics and astronomy. Rev. Modern Physics **15**: 1—87

Clark, D. P. 1962: An analysis of dispersal and movement in Phaulacridium vittatum (Sjöst.). Austral. J. Zool. **10**: 382—399

Greenslade, P. J. M. 1964: Pitfall trapping as a method for studying populations of Carabidae (Coleoptera). J. anim. Ecol. **33**: 301—310

Greenslade, P. J. M. 1964: The distribution, dispersal and size of a population of Nebria brevicollis (F.) with comparative studies on three other carabidae. J. anim. Ecol. **33**: 311—333

Heydemann, B. 1953: Agrarökologische Problematik, dargetan an Untersuchungen über die Tierwelt der Bodenoberfläche der Kulturfelder. Diss. Kiel

Heydemann, B. 1958: Erfassungsmethoden für die Biozönosen der Kulturbiotope. In J. Balogh: Lebensgemeinschaften der Landtiere, p. 451—507. Akademie Verlag, Verlag der Ungarischen Akademie der Wissenschaften, Berlin-Budapest.

Heydemann, B. 1962: Untersuchungen über die Aktivitäts- und Besiedlungsdichte bei epigäischen Spinnen. Zool. Anz. Suppl. **25**: 538—556

HINDS, W. T., RICKARD, W. H. 1973: Correlations between climatological fluctuations and a population of Philolithus densicollis (HORN) (Coleoptera: Tenebrionidae). J. anim. Ecol. **42**: 341—351

JAEGER, J. C. 1942: Heat flow in the region bounded internally by a circular cylinder. Proc. Roy. Soc. Edinburgh **61** (A): 223—228

MÜHLENBERG, M. 1976: Freilandökologie. Quelle & Meyer (UTB 595), Heidelberg

LUFF, M. L. 1973: The annual activity pattern and life cycle of Pterostichus madidus (F.) (Col. Carabidae). Ent. scand. **4**: 259—273

LUFF, M. L. 1975: Some features influencing the efficiency of pitfall traps. Oecologia (Berl.) **19**: 345—357

MITCHELL, B. 1963: Ecology of two carabid beetles, Bembidion lampros (HERBST) and Trechus quadristriatus (SCHRANK). II. Studies on populations of adults in the field, with special reference to the technique of pitfall trapping. J. anim. Ecol. **32**: 377—392

PARIS, O. H. 1965: The vagility of P^{32}-labelled isopods in grassland. Ecology **46**: 635—648

PIELOU, E. C. 1969: An introduction to mathematical ecology. John Wiley & Sons, New York-London-Sydney-Toronto

SCHWERDTFEGER, F. 1968: Ökologie der Tiere: Vol. 2, Demökologie. Verlag Paul Parey, Hamburg-Berlin

SKELLAM, J. G. 1951: Random dispersal in theoretical populations. Biometrika **38**: 196—218

TAUTZ, H. 1971: Wärmeleitung und Temperaturausgleich. Verlag Chemie GmbH, Weinheim

TRETZEL, E. 1955: Technik und Bedeutung des Fallenfanges für ökologische Untersuchungen. Zool. Anz. **155**: 276—287

Anschrift des Verfassers:

Dr. Hubert Fechter, Zoologische Staatssammlung,
Maria-Ward-Straße 1 b, D-8000 München 19

Angenommen am 15. Februar 1977